Vestnik zoologii, **38**(6): 41–46, 2004

УДК 599.323.4:591.9:574

ВОЗМОЖНАЯ РОЛЬ МЕЖВИДОВОЙ КОНКУРЕНЦИИ В ФОРМИРОВАНИИ АРЕАЛОВ ЛЕСНЫХ МЫШЕЙ *SYLVAEMUS* (RODENTIA, MURIDAE)

Е. И. Лашкова, И. И. Дзеверин

*Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины,
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, 01601 Украина*

Получено 22 января 2004

Возможная роль межвидовой конкуренции в формировании ареалов лесных мышей *Sylvaemus* (Rodentia, Muridae). Лашкова Е. И., Дзеверин И. И. — Выявлено, что соотношения средних длин тела, черепа и верхнего зубного ряда у симпатричных видов лесных мышей фауны Украины меньшие, чем предполагается правилом Хатчинсона. Сопоставление этих оценок с данными других авторов позволяет предположить, что конкурентные взаимоотношения были лишь второстепенным фактором, влияющим на расселение видов лесных мышей и формирование их морфологических обликов.

Ключевые слова: *Sylvaemus,* межвидовая конкуренция, видовой ареал, правило Хатчинсона.

The Possible Role of Interspecific Competition in the Formation of Specific Geographic Ranges in Wood Mice *Sylvaemus* (Rodentia, Muridae). Lashkova E. I., Dzeverin I. I. — The ratios of average body, skull and upper molar raw lengths in sympatric species of wood mice of the Ukraine fauna are smaller, than those supposed with Hutchinson's rule. The comparison of these estimations with the data about specific geographic ranges of wood mice allows to assume that interspecific competition could be only a factor of minor importance in affecting the formation of species geographic ranges and morphological peculiarities.

Key words: *Sylvaemus,* interspecific competition, specific geographic range, Hutchinson's rule.

Введение

Морфологические различия между близкими видами, обитающими в сходных условиях, особенно в случае симпатрии, часто объясняют экологической дивергенцией, то есть разделением ниш. В подобных случаях отдельные виды таких групп нередко распределяются по оси, соответствующей одному ресурсу, по количественным признакам, характеризующим размеры тела или структур, связанных с питанием (Бигон и др., 1989). Иногда такое одномерное представление наблюдаемых различий оказывается возможным даже для многовидовых групп с весьма сложным характером фенетических отношений (Дзеверин, 1998).

Наиболее известным обобщением, характеризующим одномерные тренды межвидовых различий, является правило Хатчинсона. Согласно этому правилу, в последовательности потенциально конкурирующих видов, обитающих совместно и использующих одни и те же пищевые ресурсы сходным образом, соседние виды различаются по массе примерно в 2 раза, а по линейным размерам — соответственно в $\sqrt[3]{2} \approx 1,26$ раза (обзор см.: Бигон и др., 1989: 238–243). В настоящей работе предпринята попытка исследовать применимость данного правила к лесным мышам Украины.

Лесные мыши *Sylvaemus* Ognev in Ognev et Worobiev, 1923 в фауне Украины представлены четырьмя видами, а именно: *S. uralensis* (Pallas, 1811) — малая мышь, *S. arianus* (Blanford, 1881) — степная мышь, *S. sylvaticus* (L., 1758) — обыкновенная лесная мышь, *S. tauricus* (Pallas, 1811) — желтогорлая мышь. Эколого-физиологические особенности некоторых видов рода в свое время детально исследованы (Калабухов, 1950; Калабухов, Родионов, 1936; Ларина, 1965; Пантелеев и др., 1990; Татаринов, 1973 и др.). Распространение этих видов на территории Украины, морфологическая характеристика, индивидуальная и групповая изменчивость также хорошо изучены (Загороднюк и др, 1997; Лашкова, 2003; Межжерин и др., 2002 и др.). Что же касается характера и результатов межвидовых взаимодействий (конкуренция, избегание, разделение по морфологическим, поведенческим особенностям, топическим и пищевым предпочтениям) в зонах симпатрии и симбиотопии, то эта проблема остается пока не изученной.

Материал и методы

Исследована коллекция черепов лесных мышей отдела эволюционно-генетических основ систематики Института зоологии им. И. И. Шмальгаузена. Видовая принадлежность примерно 70% особей была предварительно определена С. В. Межжериным с помощью биохимических генных маркеров. Эти особи были использованы как эталонные для разработки определительных ключей и дискриминантных функций, позволяющих определять видовую принадлежность лесных мышей по морфометрическим признакам и особенностям окраски (Межжерин и др., 2002). С помощью этих методов определена видовая принадлежность остальных 30% особей.

Для численного сопоставления основных размеров тела и черепа были посчитаны отношения средних значений трех признаков: длины тела (L), кондилобазальной длины черепа (CbL) и длины зубного ряда (LM) у пар видов. Эти признаки выбраны для исследования как характеристики, во-первых, общих размеров (L и CbL) и, во-вторых, пищедобывающего аппарата (LM). Были использованы данные по взрослым особям. Возраст определен по методике Варшавского и Крыловой (1948), основанной на оценке степени стирания зубов. Результаты приведены в статье для объединенных выборок, без разделения по полу, поскольку, как показала предварительная проверка, учет половых различий не влияет на значимость данных результатов. Средневидовые значения вычислены для двух регионов Украины, в которых виды симпатричны. Северный регион — это в основном Киевская и Черкасская области, южный — Николаевская, Кировоградская, Херсонская области и Крым.

Статистическая обработка данных проведена по стандартным методикам (Гильдерман, 1991; Лакин, 1990). Для каждой выборки по всем признакам определены количество экземпляров (N), среднее значение (M) и стандартное отклонение (SD). Результаты первичной статистической обработки приведены в таблице 1. Определены также отношения средневыборочных размеров для каждой пары видов (R). Для проверки соответствия соотношения средневидовых размеров правилу Хатчинсона среднее значение и стандартное отклонение выборки меньшего по среднему размеру особей вида были умножены на коэффициент, равный $\sqrt[3]{2}$. Эти скорректированные значения, а также эмпирические среднее и стандартное отклонения выборки более крупного вида подставлены в стандартную схему проверки достоверности различия групповых средних по критерию Стьюдента. Для этого вычислены нормированные отклонения (t), степени свободы (df) и уровни значимости (p).

Вычисления произведены с помощью компьютерной системы анализа данных STATISTICA, версия 6 (StatSoft, Inc., 2001, США).

Результаты

На юге Украины соотношение R соседних по размерам видов колеблется в пределах 1,01–1,11 (табл. 2), наиболее близки малая и степная мыши (соотношение в среднем 1,02), наиболее различаются лесная и желтогорлая (соответственно 1,11). Аналогичное сопоставление данных по северной части Украины показало, что здесь различия в размерах тела лесной и желтогорлой мышей больше, чем в южных областях (табл. 2).

Таблица 1. Статистические характеристики количественных признаков лесных мышей из разных регионов Украины
Table 1. Statistical estimates of quantitative characters of wood mice from different regions of Ukraine

Вид	Признак	Север			Юг		
		M	SD	N	M	SD	N
S. uralensis	L	84,2	5,73	79	87,0	5,99	19
	CbL	21,6	0,65	94	21,7	0,79	17
	LM	3,5	0,13	103	3,4	0,11	21
S. arianus	L	–	–	–	88,2	5,28	36
	CbL	–	–	–	21,9	0,87	77
	LM	–	–	–	3,6	0,11	78
S. sylvaticus	L	94,0	6,26	43	96,2	6,29	35
	CbL	22,9	0,77	35	23,7	0,89	42
	LM	3,7	0,14	32	3,8	0,14	46
S. tauricus	L	106,5	8,25	190	107,3	6,86	12
	CbL	25,6	1,12	129	25,7	1,19	41
	LM	4,3	0,13	77	4,3	0,11	42

Таблица 2. Соотношения размеров в парах видов лесных мышей
Table 2. Size ratios in wood mice species paires

Пара видов	L				CbL				LM			
	R	t	df	p	R	t	df	p	R	t	df	p
S. tauricus — S. sylvaticus[1]	1,13	-8,67	231	<0,01	1,12	-15,52	162	<0,01	1,14	-14,48	107	<0,01
S. tauricus — S. uralensis[1]	**1,26**	**0,35**	**267**	**0,72**	1,18	-12,02	221	<0,01	1,24	-3,56	178	<0,01
S. sylvaticus — S. uralensis[1]	1,12	-9,24	120	<0,01	1,06	-27,31	127	<0,01	1,08	-19,13	133	<0,01
S. tauricus — S. sylvaticus[2]	1,11	-5,45	45	<0,01	1,08	-16,63	81	<0,01	1,11	-18,89	86	<0,01
S. tauricus — S. arianus[2]	**1,22**	**-1,75**	**46**	**0,09**	1,18	-8,44	116	<0,01	1,17	-12,65	118	<0,01
S. tauricus — S. uralensis[2]	**1,23**	**-0,88**	**29**	**0,39**	1,18	-5,00	56	<0,01	1,24	-2,40	61	0,02
S. sylvaticus — S. arianus[2]	1,09	-9,72	69	<0,01	1,09	-19,22	117	<0,01	1,06	-28,12	122	<0,01
S. sylvaticus — S. uralensis[2]	1,11	-6,96	52	<0,01	1,09	-13,59	57	<0,01	1,12	-13,37	65	<0,01
S. arianus — S. uralensis[2]	1,01	-12,27	53	<0,01	1,01	-22,81	92	<0,01	1,05	-24,99	97	<0,01

Примечание. 1 — север Украины; 2 — юг Украины; соотношения, согласующиеся с правилом Хатчинсона, выделены полужирным шрифтом. Достоверно отрицательные значения t наблюдаются, если различия между видами меньше, чем постулируются правилом Хатчинсона (достоверно положительные отражали бы ситуацию, когда реальные различия, напротив, превышают теоретические).

Таким образом, пары симпатричных (и часто симбиотопичных) видов формируют ряд с размерными различиями между соседними видами порядка 1,01–1,13, что соответствует различиям в массе 1,03–1,44. Различия между видами лесных мышей по кондилобазальной длине черепа и длине верхнего зубного ряда во всех случаях оказались достоверно меньшими, чем это постулируется правилом Хатчинсона. Различия по общей длине тела соответствуют правилу Хатчинсона не у соседних в размерном ряду видов, а у крайних (желтогорлая и малая мыши, а в южной части ареала — желтогорлая и степная).

Обсуждение

Как видно по данным таблицы 2, различия, наблюдаемые между лесными мышами Украины, не согласуются с правилом Хатчинсона, за исключением различий по длине тела для двух пар видов: желтогорлой и малой, а также желтогорлой и степной. Между тем исследования различий в размерах локально сосуществующих семеноядных грызунов Северной Америки показали соответствие этому правилу (Bowers, Brown, 1982 цит. по: Бигон и др., 1989). В тех группах, как и в ряде иных, по-видимому, виды в парах с отношением масс меньшим 1,5 (и линейных размеров — меньшим 1,14) обычно совместно не встречаются (Бигон и др., 1989).

Наши данные вполне сопоставимы с результатами, полученными в свое время для симпатричных видов лесных мышей Дагестана — *S. ponticus*, *S. arianus* и *S. uralensis* (Лавренченко, Лихнова, 1995). По кондилобазальной длине черепа, длине зубного ряда и длине верхнего первого моляра соотношение видов составило 1,05–1,06. По мнению авторов, такое соотношение размеров может отражать различие в объеме потребляемой пищи, хотя однозначных данных о размерах основных пищевых компонентов каждого из видов пока нет, и этот вывод следует считать лишь предположительным.

Среди лесных мышей пара видов *S. sylvaticus* и *S. arianus*, несомненно, весьма перспективна для изучения расселения и викарирования. Эти виды парапатричны на территории Украины и очень близки по общим размерам тела и черепа. На остальной части ареалов они аллопатричны, совместно встречаются, возможно, только на небольшой территории западной Анатолии (Filippucci et al.,

1996; Загороднюк и др., 1997; Межжерин, Лашкова, 1992). Объяснение их парапатрии, возможно, двоякое. Во-первых, что удачно отражено в видовом названии, лесная мышь — это вид, скорее, лесной и лесостепной зон, а в степи обитающий также около лесополос и других очагов древесной и кустарниковой растительности. В зону сухостепи он проникает только по руслу Днепра на западе Херсонской обл. и Донецкому кряжу (Загороднюк и др., 1997). Видимо, низкая влажность может быть лимитирующим фактором, сдерживающим проникновение вида дальше на юг, в сухостепь и на Крымский п-ов. Степная мышь — самый сухостойкий и, видимо, самый теплолюбивый вид рода, что, кстати, также отражено в его названии. Ареал степной мыши (Межжерин, 1997) охватывает Предкавказье (вплоть до Прикаспийских степей и Калмыкии), Кавказ, Закавказье, Малую и Переднюю Азию (Израиль), Северный Иран, предгорья Копетдага. Снижение температур, особенно в зимний период, и, возможно, другие особенности климата могут быть факторами, ограничивающими распространение вида дальше на север.

В то же время можно предположить, что *S. sylvaticus* и *S. arianus* — это виды-конкуренты, вытесняющие друг друга из занимаемых биотопов (в соответствии с принципом Гаузе). По общим размерам тела и, что даже важнее, по характеристикам зубной системы (отражающим, как известно, качественные и количественные спектры питания) они очень близки между собой. Но восточный предел распространения лесной мыши, который проходит и по территории Украины, не объясним с точки зрения конкурентных взаимоотношений этих видов, так как степная мышь там вообще не водится. Поэтому объяснение, ставящее во главу угла приспособленность лесной и степной мышей к иным условиям существования, представляется более убедительным.

Три из четырех рассматриваемых видов на территории Украины симпатричны, хотя на каждой конкретной территории, как правило, доминирует только один из видов. Последнее замечание справедливо для разных ландшафтно-климатических территорий, и причиной этого может быть наличие или отсутствие характерных для каждого из видов биотопов. Симпатричны, в частности, и еще более сходны между собой, как и предыдущая пара видов, *S. arianus* и *S. uralensis* (соотношение средних размеров составляет 1,01), а также *S. uralensis* и *S. sylvaticus* (соотношение 1,12 на севере и 1,11 на юге). Механизмы, позволяющие им сосуществовать на одних и тех же территориях и часто в одних и тех же биотопах, остаются пока недостаточно изученными. Возможно, играют определенную роль и особенности питания, хотя данных, особенно по малой и степной мышам, пока недостаточно.

Для желтогорлой мыши широколиственный лес — самый характерный биотоп; семена бука, граба, дуба, а также некоторых кустарников составляют основную часть ее рациона (Попов, 1960; Татаринов, 1973). По имеющимся данным, локальное и региональное распределение желтогорлой и лесной мышей в решающей степени обусловлено количеством и распределением пищевых ресурсов. Такими ресурсами являются в первую очередь семена травянистых растений и злаков для лесной мыши или крупные семена кустарников и деревьев — для желтогорлой мыши (Angelstam et al., 1987). Другие мелкие виды, как и лесная мышь, питаются преимущественно мелкими семенами. Такая особенность питания желтогорлой мыши вполне согласуется с достоверными отличиями от других видов по рассматриваемым морфометрическим признакам, прежде всего по длине зубного ряда. Но помимо морфометрических отличий, известно и описано также много других особенностей этого вида. Большая, чем у других лесных мышей агрессивность и суточная активность, физиологические особенности, особые биотопические требования (наличие деревьев, в зоне корневой системы

которых или даже в дуплах мышь строит свои убежища), способность к лазанию по деревьям на значительную высоту — независимо от того, были ли конкурентные взаимоотношения одной из причин появления таких адаптаций, — все они также должны способствовать смягчению конкурентных конфликтов с представителями других видов. Но тем не менее, если вернуться к проблеме расселения и формирования ареалов, пределом распространения желтогорлой мыши остается широколиственный и смешанный лес, а также другие посадки широколиственных растений, в частности, на территории Украины (Межжерин и др., 2002). Логичным представляется вывод, что все-таки пищевые и прочие экологические предпочтения, связанные в основном с широколиственной растительностью, а не конкурентные взаимоотношения с другими видами лесных мышей, определяют границы ареала этого вида.

Своеобразие географической изменчивости размеров желтогорлой мыши — большие размеры на севере ареала и меньшие на юге — также можно предположительно объяснить изменением обилия широколиственной древесной растительности в этом же направлении.

Аргументом в пользу влияния конкуренции, по крайней мере на размеры и, возможно, численность желтогорлой мыши, может служить тот факт, что в зонах, где желтогорлая мышь симпатрична только с лесной (на севере своего ареала) или только с малой, например, на востоке своего ареала (Татария) размеры желтогорлой мыши больше, чем в тех регионах, где ее соседями становятся несколько видов, например, в южной части Украины. У других видов лесных мышей такие соответствия, на первый взгляд, как будто не прослеживаются.

Малая мышь — самый полиморфный, а в биотопическом и географическом отношении — самый непредсказуемый вид. Размеры представителей вида сильно изменяются в пределах ареала. Сам ареал также самый большой и сильно растянут в широтном направлении. Экологическая и морфологическая пластичность вида позволяют ему существовать и в зоне смешанных лесов, и в степях, и в полупустынях (на территории Казахстана, например), хотя биотопические предпочтения, скорее всего, лишь незначительно изменяются в зависимости от региона. В то же время ареал его часто мозаичен, и во многих местах (например, в правобережной лесостепи Украины) вид малочисленен. Наблюдаемое в последнее столетие сокращение области распространения малой мыши на территории Украины (Межжерин и др., 2002), возможно, сопровождается сокращением ареала вида и в других регионах, в частности в лесостепной зоне на юге Западной Сибири и в степных и полупустынных районах Северного и Восточного Казахстана (Богданов, 2002).

Таким образом, распространение малой мыши не может быть объяснено только действием климатических или иных физико-географических факторов, что заставляет искать другие, возможно, исторические причины. С одной стороны, видимо, конкурентные взаимоотношения также существенно не влияют на ее расселение, поскольку даже там, где виды наиболее близки по общим размерам (например, степная и малая мыши в Крыму, где различия по длине тела и кондилобальной длине черепа недостоверны), численность видов в то же время велика. С другой стороны, в правобережной лесной и лесостепной зонах Украины различия с единственным потенциальным конкурентом — лесной мышью — больше, чем в предыдущем примере, но в то же время малая мышь очень малочисленна, ареал ее мозаичен и сокращается.

В заключение отметим, что факт симпатрии трех из четырех видов лесных мышей, а также парапатрии двух столь же схожих видов позволяет предположить, что конкурентные взаимоотношения были лишь второстепенным фактором, определяющим расселение видов и формирование их морфологических обликов.

Мы благодарны И. В. Загороднюку за идею данной работы, а также С. В. Межжерину за обсуждение результатов, предоставленный материал и определение видовой принадлежности лесных мышей с помощью биохимических генных маркеров. Мы признательны также рецензентам «Вестника зоологии» за ценные рекомендации при подготовке статьи.

Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология: Особи, популяции и сообщества. Пер. с англ. — М. : Мир, 1989. — Т. 2. — 477 с.

Богданов А. С. Изучение ранних стадий дивергенции в группе лесных и полевых мышей с помощью молекулярно-генетических методов : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М., 2002. — 25 с.

Варшавский С. Н., Крылова К. Т. Основные принципы определения возраста мышевидных грызунов. 1. Мыши — Murinae // Фауна и экология грызунов. — 1948. — Вып. 3. — С. 179—190.

Виноградов Б. С., Громов И. М. Грызуны фауны СССР. — М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1952. — 296 с.

Гильдерман Ю. И. Закон и случай. — Новосибирск : Наука, 1991. — 200 с.

Дзеверин И. И. Одномерная схема фенетического разнообразия ночниц Палеарктики // Изв. АН. Сер. биол. — 1998. — № 2. — С. 258—265.

Загороднюк И. В., Боескоров Г. Г., Зыков А. Е. Изменчивость и таксономический статус степных форм мышей рода Sylvaemus (falzfeini — fulvipectus — hermonensis — arianus) // Вестн. зоологии. — 1997. — **31**, № 5—6. — С. 37—56.

Калабухов Н. И. Эколого-физиологические особенности животных и условия среды. Ч. I: Дивергенция некоторых эколого-физиологических признаков близких форм млекопитающих. — Харьков : Изд-во ХГУ, 1950. — 267 с.

Калабухов Н. И., Родионов В. М. Содержание гемоглобина и число эритроцитов в крови у равнинных и горных предкавказских лесных мышей (Apodemus sylvaticus ciscaucasicus Ogn.) и изменения этих показателей при перемене высоты обитания // Бюл. МОИП. Отд. биол. — 1936. — **45**, № 1. — С. 22—35.

Лавренченко Л. А., Лихнова О. П. Аллозимная и морфологическая изменчивость трех видов лесных мышей (Rodentia, Muridae, Apodemus) Дагестана в условиях симбиотопии // Зоол. журн. — 1995. — **74**, № 5. — С. 107—119.

Лакин Г. Ф. Биометрия : Учеб. пособие для биол. спец. вузов. — 4-е изд., перераб. и доп. — М. : Высш. шк., 1990. — 352 с.

Ларина Н. И. Географическая изменчивость некоторых эколого-физиологических признаков лесных и желтогорлых мышей // Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция. — Свердловск : Б. и., 1965. — С. 167—171.

Лашкова Е. И. Морфометрическая изменчивость лесных мышей, Sylvaemus (Muridae), фауны Украины // Вестн. зоологии. — 2003. — **37**, № 3. — С. 31—41.

Межжерин С. В. Ревизия мышей рода Apodemus (Rodentia, Muridae) Северной Евразии // Вестн. зоологии. — 1997. — **31**, № 4. — С. 29—41.

Межжерин С. В., Лашкова Е. И. Диагностика, географическая изменчивость и распространение двух близких видов мышей Sylvaemus sylvaticus и S. flavicollis (Rodentia, Muridae) в области их совместного обитания // Вестн. зоологии. — 1992. — **26,** № 3. — С. 33—41.

Межжерин С. В., Лашкова Е. И., Товпинец Н. Н. Географическое распространение, численность и биотопическое распределение лесных мышей Sylvaemus Ognev, 1924 (Rodentia, Muridae) на территории Украины // Вестн. зоологии. — 2002. — **36**, № 6. — С. 39—49.

Пантелеев П. А., Терехина А. Н., Варшавский А. А. Экогеографическая изменчивость грызунов. — М. : Наука, 1990. — 373 с.

Попов В. А. Млекопитающие Волжско-Камского края: Насекомоядные, рукокрылые, грызуны. — Казань : Б. и., 1960. — 468 с.

Татаринов К. А. Фауна хребетних заходу України. — Львів : Вид-во Львів. ун-ту, 1973. — С. 131—193.

Angelstam P., Hansson L., Pehrsson S. Distribution borders of field mice Apodemus: the importance of seed abundance and landscape composition // Oikos. — 1987. — **50**, N 1. — P. 123—130.

Filippucci M. G., Storch G., Macholán M. Taxonomy of the genus Sylvaemus in Western Anatolia — morphological and electrophoretic evidence (Mammalia: Rodentia: Muridae) // Senckenbergiana Biologica. — 1996. — **75**. — P. 1—14.

Musser G. G., Brothers E. M., Carleton M. D., Hutterer R. Taxonomy and distributional records of Oriental and European Apodemus, with a review of the Apodemus-Sylvaemus problem // Bonn. Zool. Beitr. — 1996. — **46**, H. 1—4. — S. 143—190.